

Modellierung des Einflusses der Temperatur auf die Populationsdynamik und die Ausbreitung von gebietsfremden Tierarten

Richter, Otto
Moenickes, Sylvia
Suhling, Frank

Veröffentlicht in:
Jahrbuch 2010 der Braunschweigischen
Wissenschaftlichen Gesellschaft, S.111-122



J. Cramer Verlag, Braunschweig

Modellierung des Einflusses der Temperatur auf die Populationsdynamik und die Ausbreitung von gebietsfremden Tierarten

OTTO RICHTER, SYLVIA MOENICKES UND FRANK SUHLING

Institut für Geoökologie der TU Braunschweig
Langer Kamp 16, D-38106 Braunschweig

1. Gebietsfremde Arten in Binnengewässern

In den letzten Jahrzehnten werden vermehrt Invasionen zuvor nicht heimischer Arten in Oberflächengewässern beobachtet [1]. In Deutschland finden sich inzwischen mehr als 100 solche Arten, von denen einige schon weit verbreitet und häufig sind [2]. Viele invasive Arten haben eindeutige Effekte auf die Ökosysteme [1, 3]. Viele Arten haben dabei durchaus auch wirtschaftliche Auswirkungen [4]. Die Wollhandkrabbe *Eriocheir sinensis* kann lokal immense Auswirkungen auf den Fischbestand haben und verursacht damit auch ökonomische Schäden. Die Zebrauschel *Dreissena polymorpha* überwächst technische Anlagen in Wasserstraßen und erzeugt damit Schäden in Millionenhöhe. Die Muschel *Corbicula fluminea* ist inzwischen im Rhein so häufig, dass sie die Abundanz des Flussplanktons deutlich beeinflusst. Um sich auf Invasionen gebietsfremder Arten vorbereiten zu können, werden Simulationsmodelle entwickelt, mit der die Wahrscheinlichkeit der Ansiedlung in einem Gebiet berechnet werden kann.

Gebietsfremde Arten können auf unterschiedlichen Wegen zu uns kommen, wobei oft der Mensch direkt für die Ausbreitung verantwortlich ist [2]. Manche Arten, wie die Wollhandkrabbe, sind über den Fernhandel, z.B. mit Ballastwasser aus Übersee zu uns gekommen. Andere haben sich insbesondere nach der Öffnung des Main-Donau-Kanals aus dem Schwarzmeergebiet kommend entlang der Bundeswasserstraßen ausgebreitet. Der Höckerflohkrebs, *Dikergammarus villosus*, hat diesen Weg genommen, wurde aber zusätzlich auch durch den Transport mit Binnenschiffen unterstützt [5].

* Der Vortrag wurde am 12.02.2010 in der Klasse für Mathematik und Naturwissenschaften der Braunschweigischen Wissenschaftlichen Gesellschaft gehalten.

Neben diesen direkt durch menschliche Tätigkeit geförderten Invasionen wird aber in den letzten Jahrzehnten auch verstärkt die Ausweitung von Verbreitungsgebieten insbesondere von Insekten, wie Libellen, Heuschrecken und Schmetterlingen, aus dem Mittelmeerraum nach Norden verzeichnet [3, 6, 7]. Überwiegend wird diese Nordausbreitung direkt mit dem Klimawandel in Verbindung gebracht [8, 9]. Ein Beispiel dafür ist die Feuerlibelle *Crocothemis erythraea*, die sich im Zeitraum von ca. 90 Jahren vom ersten Auftreten am Bodensee bis zur Nord- und Ostseeküste flächenhaft ausgebreitet hat und inzwischen in vielen Stillgewässern eine häufige Art ist [10, 11].

Für die Abschätzung zukünftiger Risiken ist es sinnvoll, dynamische Modelle zu entwickeln, die die Ausbreitung und Etablierung von gebietsfremden Arten simulieren können. Es ist theoretisch möglich die Ausbreitung einer Art in Raum und Zeit zu simulieren, sofern relevante physiologische Parameter, wie die Temperaturreaktion der Entwicklung, bekannt sind und die Veränderung der fraglichen Umweltvariable (in diesem Falle Temperatur) räumlich und zeitlich abgebildet werden kann, wie es für die Ausbreitung einer invasiven Ameisenart auf Hawaii durchgeführt wurde [12]. Wenn die Simulationsergebnisse solcher Modellansätze realistisch die tatsächliche Ausbreitung abbilden, liegen damit starke Indizien für Klimawandel-induzierte Ausbreitung von Arten vor. Gleichzeitig können diese Modelle auch für die dynamische Prognose zukünftiger Verbreitung genutzt werden. Wir zeigen hier einen Ansatz zur Ausbreitung der Libellenart *C. erythraea* in Baden-Württemberg vom ersten Auftreten bis heute.

2. Mathematische Modellierung der Ausbreitung durch Reaktions-Diffusions-Gleichungen

Bezeichnungen

- u_i : Populationsdichte der Art "i"
- D : Dispersionskoeffizient
- u_s : Dichteschwelle für Ausbreitung
- $\beta(T)$: Temperatur-Response-Funktion des Wachstums
- T : Temperatur
- β_{max} : maximale Wachstumsrate
- μ_i : Mortalität, Art "i"
- a_{ij} : Konkurrenzkoefizient für die Interaktion zwischen Art "i" and Art "j"

Die allgemeine Form eines Systems von Reaktions-Diffusions-Gleichungen für populationsdynamische Prozesse ist

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = L[u_i] + f_i(u_1, \dots, u_n) \quad (1)$$

Im einfachsten Fall hat der Operator für die räumliche Ausbreitung $L[u]$ die Form

$$L[u] = \nabla \bullet D \nabla u \quad (2)$$

Die Dispersion von Populationen hängt häufig von der Dichte ab, d.h. vermehrte Dispersion findet dann statt, wenn eine Dichteschwelle u_s überschritten ist. Der Operator hat dann z.B. die folgende Form

$$L[u] = D_0 \nabla \bullet \left[\left(\frac{u}{u_s} \right)^m \nabla u \right] \quad (3)$$

Diese Nichtlinearität führt zu scharfen Ausbreitungsfronten und stellt hohe Ansprüche an die numerischen Verfahren. Die Reaktionsterme beschreiben temperaturabhängiges Wachstum (1. Term) und Mortalität als Folge von intra- und interspezifischer Interaktion (2. Term)

$$f_i(u_1, \dots, u_n) = \beta_i(T) u_i \frac{u_i}{u_i + K_i} - \mu_i u_i (1 + \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} u_j) \quad (4)$$

wobei $\beta_i(T)$ die Temperatur-Response-Funktion der Art "i" bezeichnet. Die Wachstumsrate ist dichteabhängig formuliert, d.h., die Reproduktion nimmt bei geringen Dichten ab. Diese Abnahme wird nach dem Biologen W.C. Allee als Allee Effekt bezeichnet. Die Dichteabhängigkeit wird durch den Faktor

$\frac{u_i}{u_i + K_i}$ beschrieben, der die Reproduktionsrate in Gleichung (3) kontrolliert.

Die Temperatur-Response-Funktion wird durch eine O'Neill Funktion [13] beschrieben (5), deren Verlauf durch die physiologischen Parameter Optimaltemperatur (T_{opt}), Lethaltemperatur (T_{max}) sowie durch die Beschleunigung des Wachstums mit steigender Temperatur (Q_{10} -Wert) bestimmt ist. Diese Parameter wie auch die maximalen Wachstumsraten sind artspezifisch. Wie in Abb. 1 dargestellt, ergaben Laborversuche eine sehr viel höhere Wachstumsrate der invasiven Art *C. erythraea* über einen weiten Temperaturbereich. Allerdings ergab sich auch ein engerer Bereich günstiger Wachstumstemperaturen (hoher Q_{10} -Wert), so dass bei niedrigen Temperaturen die sonst langsamere Art *L. dubia* Wachstumsvorteile hatte.

$$\beta(T) = \beta_{i \max} \left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{opt}} \right)^p \exp \left(\frac{p(T - T_{opt})}{T_{\max} - T_{opt}} \right) \quad (5)$$

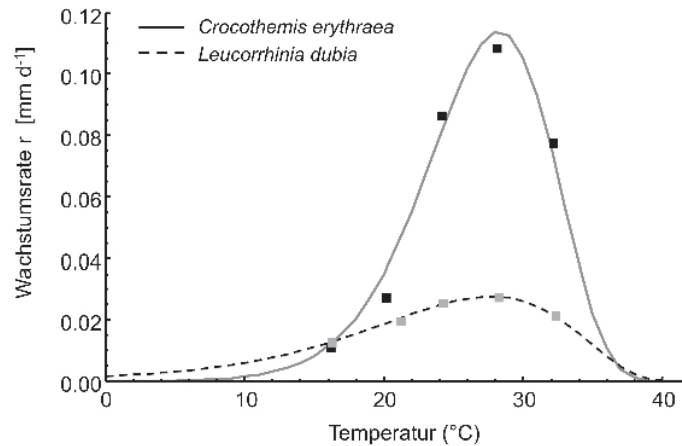


Abb. 1. Wachstumsrate der Larven von zwei Libellenarten in Abhängigkeit von der Temperatur. T_{max} wurde in beiden Fällen auch 40°C gesetzt. Die berechneten Werte für T_{opt} und Q_{10} betrugen 28.3°C und 2.64 bei *Crocothemis erythraea* und 26.9°C und 2.05 bei *Leucorrhinia dubia*.

mit

$$p = \frac{1}{400} W^2 \left[1 + \sqrt{1 + \frac{40}{W}} \right]^2$$

und

$$W = (Q_{10} - 1)(T_{max} - T_{opt})$$

3. Existenz von Bifurkationen im homogenen System

Im Folgenden wird nur eine Art betrachtet, d.h. Gleichung (4) reduziert sich auf

$$f(u) = \beta(T)u \frac{u}{u + K} - \mu u (1 + \alpha u) \quad (6)$$

Die stationären Lösungen des Reaktionsterms geben Aufschluss über das komplexe dynamische Verhalten des Systems. Für nur eine Art ist die stationäre Lösung definiert durch $f(u_s) = 0$. Abbildung 2 zeigt die stationäre Populationsdichte in Abhängigkeit der Temperatur. Unterhalb einer kritischen Temperatur T_1 existiert nur der Zustand "Ausgestorben". An der Stelle T_1 tritt eine Bifurkation auf, d.h. es entstehen zwei zusätzliche stationäre Dichten, wobei der untere Ast die Bedeutung der minimalen lebensfähigen Populationsdichte hat,

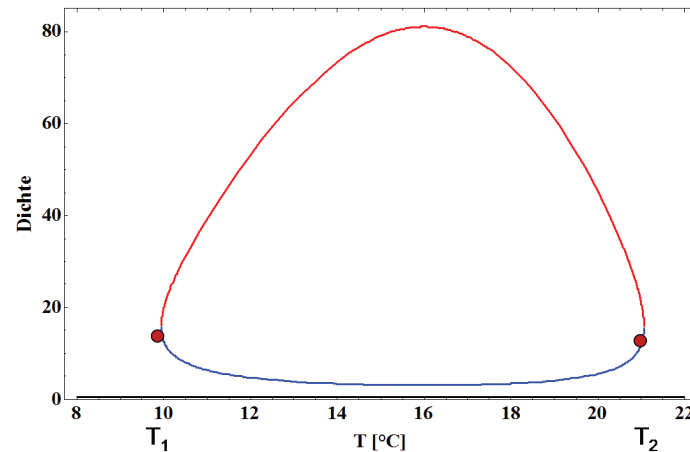


Abb. 2. Stationäre Populationsdichte als Funktion der Temperatur. An den Stellen T_1 und T_2 treten Verzweigungen (Bifurkationen) auf. Unterhalb von T_1 und oberhalb von T_2 existiert nur der Zustand $u = 0$ (schwarz). Im Intervall zwischen T_1 und T_2 existieren zwei zusätzliche Zustände. Die blaue Kurve hat die Bedeutung der minimal überlebensfähigen Dichte u_{crit} und trennt die Attraktionsbereiche der beiden lokal stabilen Zustände " $u = 0$ " (schwarz) und " $u = u_{max}$ " (rot).

unterhalb derer die Population ausstirbt. Bei der Temperatur T_2 verschwinden die beiden positiven stationären Zustände und es existiert wie bei den niedrigen Temperaturen nur der Zustand "Ausgestorben".

4. Existenz von Wellenlösungen

Das Zusammenwirken von Dispersion und Populationsdynamik bewirkt die Entstehung von Wanderwellen, d. h. das obige Gleichungssystem hat Lösungen der Form $u(x-v t)$, wobei v die Ausbreitungsgeschwindigkeit ist. Der folgende Satz von Hadeler & Rothe [14] beweist die Existenz von Wellenlösungen für den eindimensionalen Fall

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u)$$

Satz: Sei $f(u)$ Lipschitz-stetig mit den folgenden Eigenschaften: es existieren positive Konstanten a und u_{max} mit $a < u_{max}$, derart, dass $f(a) = 0$, $f(u_{max}) = 0$, $f(u) < 0$ für $u < a$ und $f(u) > 0$ für $a < u < u_{max}$ und $f(u) < 0$ für $u > u_{max}$. Dann existieren Wellenlösungen wenn

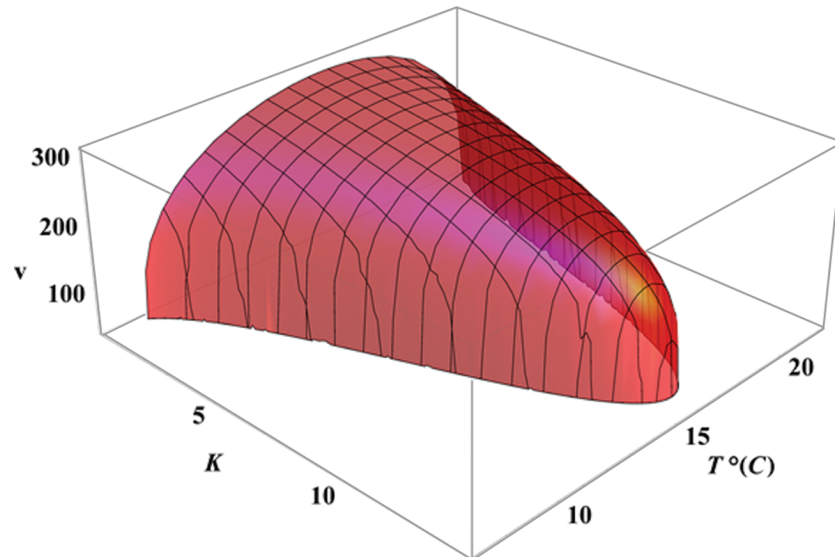


Abb. 3. Abhängigkeit der Ausbreitungsgeschwindigkeit vom Parameter K , der die minimale überlebensfähige Populationsgröße bestimmt, und der Temperatur. Mit wachsendem K wird der Existenzbereich für Wellenlösungen immer kleiner. Bei der optimalen Wachstumstemperatur ist auch die Ausbreitungsgeschwindigkeit am größten.

$$C = \int_0^{U_{\max}} f(u) du > 0$$

Die minimale Ausbreitungsgeschwindigkeit ist gegeben durch $2\sqrt{Df'(a)}$ und hängt damit von der Temperatur und der minimalen überlebensfähigen Populationsgröße a ab, wobei a durch den Parameter K bestimmt wird (Abb. 3). Es lässt sich leicht zeigen, dass Gleichung (6) die Voraussetzungen dieses Satzes im Temperaturintervall $T_1 < T < T_2$ erfüllt.

5. Ausbreitung zweier konkurrierender Arten mit unterschiedlichen Temperaturanforderungen

Die folgende Simulation zeigt die Ausbreitung und Interaktion zweier Arten mit unterschiedlichen Temperaturansprüchen über einem Gebiet mit einer räumlichen Temperaturverteilung charakterisiert durch hohe Temperaturen im Zentrum und einer Abnahme der Temperaturen an beiden Rändern. Dieser Temperaturverteilung wird zudem ein räumlicher positiver Trend aufgeprägt (Abb. 4).

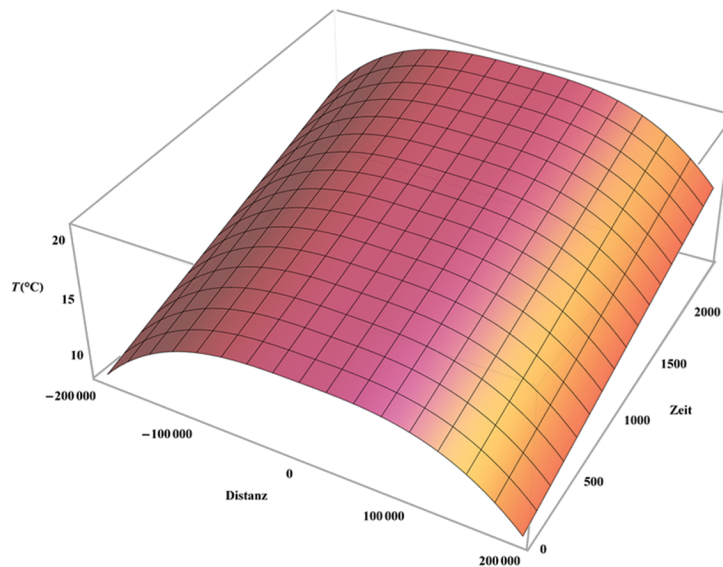


Abb. 4. Räumliches und zeitliches Profil der Temperatur, welches der in Abb. 4 dargestellten Simulation der Ausbreitung zugrunde liegt.

Abbildung 5 zeigt die raumzeitliche Dynamik der beiden Populationen. Die Ausbreitung erfolgt zunächst ungestört von den räumlich getrennten Anfangsverteilungen aus. Die Art mit dem geringeren Temperaturanspruch breitet sich an den (kühleren) Rändern des Temperaturprofils aus. Mit wachsender Temperatur dringt die konkurrierende Art in die Ränder vor und verdrängt die residente Art. Im weiteren Verlauf der Temperaturerhöhung besiedelt die eindringende Art die Ränder und zieht sich langsam aus dem nun zu warmen zentralen Bereich zurück.

6. Ausbreitung im Landschaftsmaßstab

Implementierung in die Entwicklungsumgebung COMSOL Multiphysics

Um die Ausbreitung im Landschaftsmaßstab zu simulieren, wurde das Modell in die Entwicklungsumgebung COMSOL Multiphysics implementiert, das finite Elemente Löser basierend auf dem Galerkin Verfahren für Systeme von partiellen Differentialgleichungen bereitstellt. Landschaftsstrukturen wurden aus einem geografischen Informationssystem importiert. Georeferenzierte Temperaturdaten für Deutschland in einer Auflösung von 1 km^2 wurden von der WorldClim Datenbasis (www.worldclim.org) importiert und in COMSOL zweidimensional interpoliert (Abb. 6).

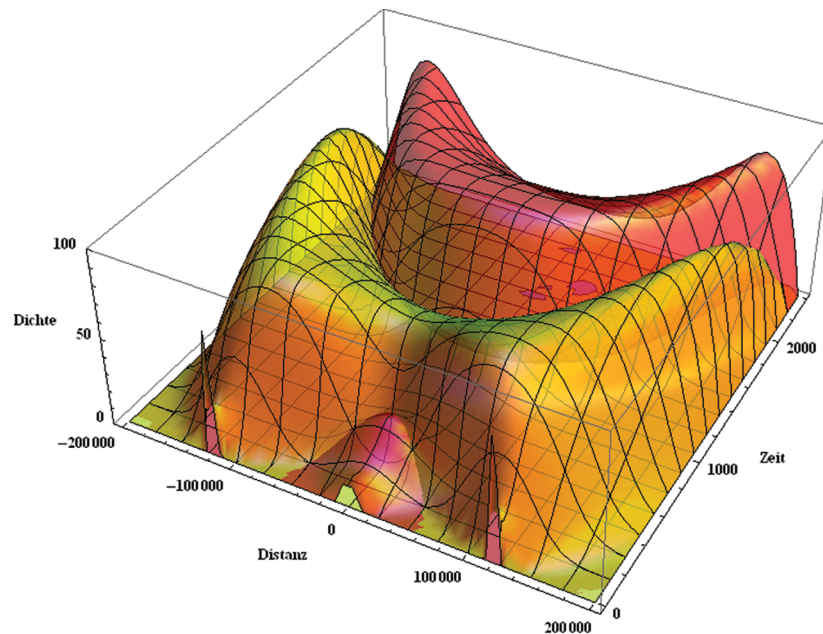


Abb. 5. Die beiden von den Anfangsverteilungen der beiden Arten ausgehenden Wellen breiten sich zunächst ungestört aus. Die Art mit der geringeren Optimaltemperatur breitet sich zunächst an den Rändern aus und wird im Zuge der Temperaturerhöhung durch die konkurrierende Art mit der höheren Optimaltemperatur verdrängt.

Szenario für die Invasion einer neuen Art durch das Rheintal

Das Oberrheintal ist durch seine Verbindung durch den Rhone-Bresse Graben zum Mittelmeer ein wichtiger Einwanderungsweg für südliche Arten. Das Tal ist von den Mittelgebirgen des Schwarzwaldes und der Vogesen umgeben, die ihre Fortsetzung finden im Pfälzerwald bzw. im Odenwald, so dass hohe Temperaturunterschiede zwischen der Ebene und den Randgebirgen bestehen. Für das Szenario werden zwei Spezies betrachtet: eine nördliche Art mit einem Temperaturoptimum von 8°C (mittlere Jahrestemperatur) und eine südliche Art mit einem Temperaturoptimum von 11.5°C . Zu Beginn der Simulation sind beide Arten auf einem engen Areal an der südlichen Grenze des Rheingrabens angesiedelt. Zunächst wird die Ausbreitung für die aktuelle Temperaturverteilung simuliert. Nach der Etablierung beider Populationen wird die Temperatur langsam erhöht. Die Gleichungen (1), (2) und (4) mit der Temperaturresponsefunktion (5) werden zusammen mit dem Geometriemodell (Abb. 6) in das COMSOL Programm implementiert. Die Dynamiken beider Populationen sind durch den Interaktionsterm in Gleichung (4) gekoppelt, so dass eine Verdrängung stattfinden kann.

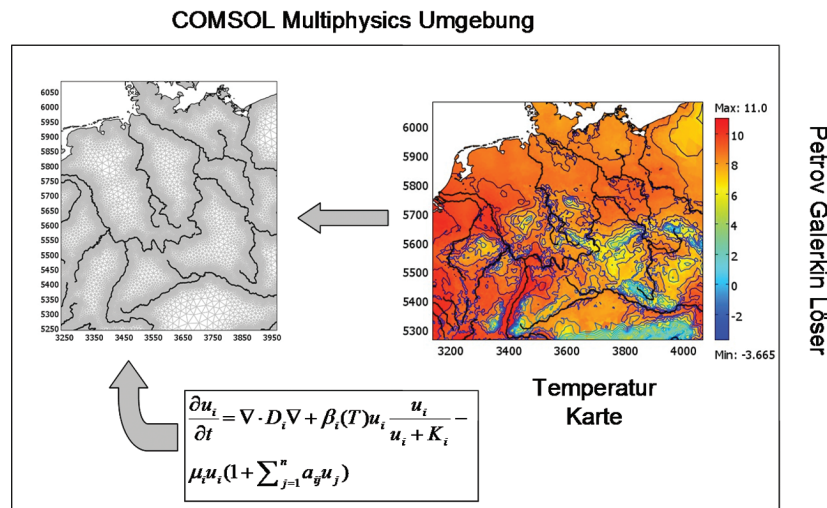


Abb. 6. Schema der Implementierung von Landschaftsstruktur, Temperaturkarte und Modellgleichungen in die COMSOL Multiphysics Umgebung.

Abbildung 7 zeigt den zeitlichen Verlauf der Einwanderung einer wärme-liebenden Art. Ausgehend von einer Anfangspopulation im südlichen Oberrhein-tal (Abb. 7, links oben) breitet sich die Art nach Norden durch die Täler aus. Nach einer simulierten Temperaturerhöhung (Abb. 7 rechts unten) beginnt die Art, auch die Mittelgebirge zu besiedeln. Als Kontrast wurde die Ausbreitung einer Art mit niedrigerem Temperaturanspruch simuliert (Abb. 8). Diese verbreitet sich zunächst über die Mittelgebirge nach Norden, wird dann aber nach einer Temperaturerhöhung auf die höchsten Bereiche der Mittelgebirge zurückge-drängt (Abb. 8 rechts unten).

7. Fazit

Reaktions-Diffusionsgleichungen sind in der Lage, die Ausbreitung von Popu-lationen großräumig zu modellieren. Durch Kopplung von finiten Elemente Lösern mit einem geografischen Informationssystem ist es möglich, die Aus-breitung über realen Landschaften in Abhängigkeit von Umweltvariablen zu simulieren. Basierend auf georeferenzierten Temperaturdaten und der Tempera-tur-Response-Funktion generieren die Modellansätze plausible raumzeitlichen Muster der Verbreitung von Arten in Abhängigkeit der Temperatur.

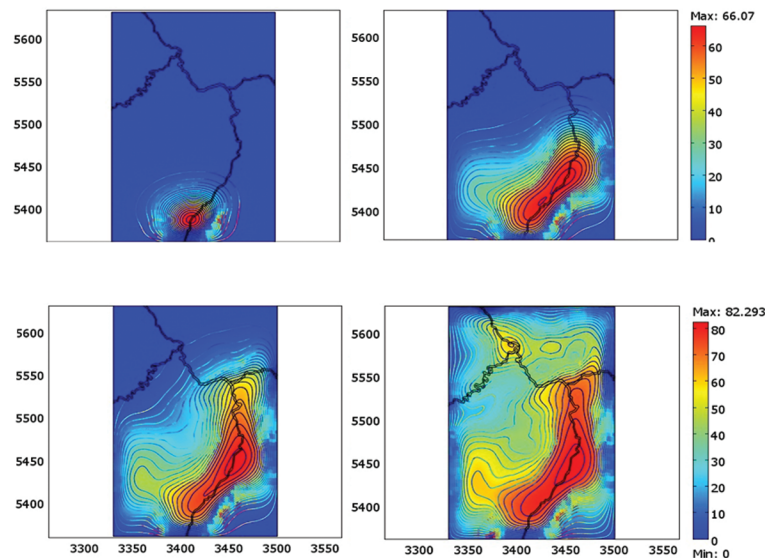


Abb. 7. Ausbreitungsmuster einer Art mit hohem Temperaturbedarf. Die Art wandert entlang der warmen Talsysteme (links und rechts oben) und breitet sich in höher gelegene Regionen erst nach einer Temperaturerhöhung aus (rechts unten).

Wir haben damit ein Werkzeug bereitgestellt, das vielfältige praktische Anwendungen ermöglicht, insbesondere bei der Ausbreitung von Krankheitsvektoren. Problem dabei ist die Gewinnung der Modellparameter. Während man bei Ermittlung von Temperatur-Reaktions-Kurven und ihrer Parameter auf Laborexperimente zurückgreifen kann, ist es schwierig, die Parameter für die Ausbreitung zu schätzen. Ein Weg dazu ist die Einbettung der finite Elemente Löser in Optimierungsverfahren zur Identifikation von Parametern.

Danksagung

Die Arbeit wurde im Rahmen des Schwerpunktprogramms 1162 "The impact of Climate Variability on Aquatic Ecosystems (AQUASHIFT)" von der DFG gefördert. Wir danken Herrn Schmalstieg für technische Unterstützung.

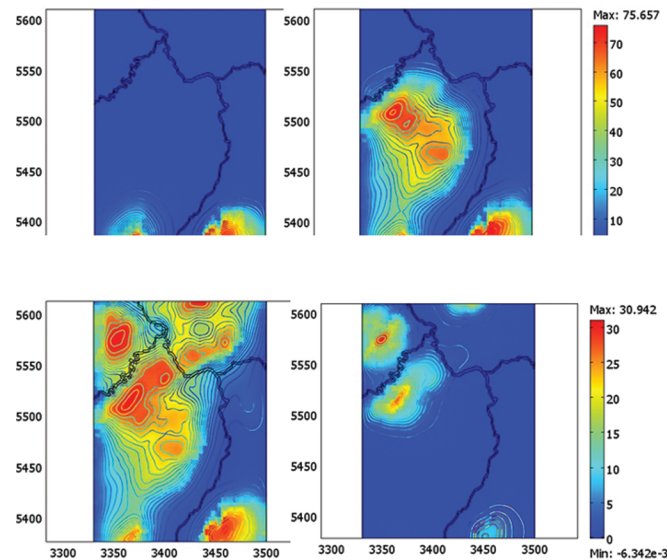


Abb. 8. Ausbreitung einer Art mit einem niedrigen Temperaturoptimum. Die Art ist zunächst in den südlichen Teilen von Vogesen und Schwarzwald lokalisiert (links oben) und verbreitet sich dann entlang der Mittelgebirge aus (rechts oben, links unten). Nach einer Temperaturerhöhung kann die Art nur noch in den höheren Teilen der Mittelgebirge existieren (rechts unten).

Literatur

- [1] STRAYER, D.L. (2010): Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* **55** (Supplement 1): 152–174.
- [2] GOLLASCH, S. & S. NEHRING (2006): National checklist for aquatic alien species in Germany. *Aquatic Invasions* **1**: 245–269.
- [3] WALTHER, G.-R., A. ROQUES, P.E. HULME et al. (2009): Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* **24**: 686–693.
- [4] NEHRING, S. (2003): Gebietsfremde Arten in den deutschen Gewässern – ein Risiko für die Biodiversität. *Schriftenreihe des Bundesministeriums für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft* **498**: 40–52.
- [5] MÜLLER, J.C., S. SCHRAMM & A. SEITZ (2002): Genetic and morphological differentiation of *Dikerogammarus* invaders and their invasion history in Central Europe. *Freshwater Biology* **47**: 2039–2048.

- [6] PARMESAN, C. (2006): Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* **37**: 637–669.
- [7] SETTELE, J., O. KUDMA, A. HARPKE et al. (2008): Climatic Risk Atlas of European Butterflies. *Biorisk* **1**: 5–710.
- [8] PARMESAN, C., N. RYRHOLM, C. STEFANESCU et al. (1999): Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* **399**: 579–583.
- [9] WALTHER, G.-R., E. POST, P. CONVEY et al. (2002): Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**: 389–395.
- [10] OTT, J. (2010): The big trek northwards: recent changes in the European dragonfly fauna? in *Atlas of Biodiversity Risk*, J. SETTELE et al., (Eds). Pensoft: Sofia and Moscow.
- [11] OTT, J. (2010): Dragonflies and climatic change – recent trends in Germany and Europe *Biorisk* **5**: 253–286.